Pedobiologia 33, 221–228 (1989)
VEB Gustav Fischer Verlag Jena

L'effet d'une coupe à blanc sur le compartiment biomasse microbienne d'un sol rouge méditerranéen

A. MERZOUKI, P. LOSSAINT[1]) et M. RAPP

Avec une figure

(Accepté le: 89-02-06)

1. Introduction

Les études des effets des perturbations sur le fonctionnement des milieux naturels représente un domaine de recherche qui prend de plus en plus le relais des travaux portant sur des systèmes stables et en équilibres qui ont constitué les objectifs des recherches des dernières décennies. Par la nature et la variété des perturbations susceptibles de se produire, les recherches qu'elles induisent peuvent concerner tous les domaines du fonctionnement des systèmes écologiques.

Parmi ceux-ci, les répercussions au niveau des éléments nutritifs, constituent un objectifs important. VITOUSEK & MELILLO (1979) ont ainsi publié une revue bibliographique concernant l'impact des déboisements sur les pertes d'azote, surtout dans les taillis à rotation courte de 10 à 25 ans. En effet, la déforestation est, avec le feu, l'une des deux perturbations les plus fréquentes de ces systèmes.

La coupe à blanc entraine des modifications pédoclimatiques (augmentation des écarts des températures maximales et minimales, diminution de l'humidité du sol) et prive le sol d'apports en matière organique fraîche, sous forme de litière. Cette suppression énergétique et trophique ne peut qu'influer sur le compartiment microbien du sol responsable de la décomposition du matériel végétal (litière) et de la minéralisation de certains éléments biogènes essentiels. Les études menées dans les écosystèmes naturels, soumis à diverses perturbations, dans les zones tempérées et tropicales, concluent à des effets dépressifs sur la microflore du sol. Ainsi NIEMELA & SUNDMAN (1979), GADGIL & GADGIL (1978), SUNDMAN *et al.* (1978), LUNDGREN (1982) ont observé que la déforestation entraîne la réduction de certains groupes fonctionnels de la microflore.

Plus récemment VITOUSEK & MATSON (1984, 1985), WOOD *et al.* (1984) ainsi que SWANK *et al.* (1984) ont essayé de quantifier par des isotopes de N, P et S l'importance de l'immobilisation microbienne ou de la réorganisation à la suite de perturbations des milieux naturels.

Le but de ce travail est de caractériser les modifications du compartiment microbien du sol, à la suite d'une coupe à blanc, pratiquée sur un taillis de Chêne vert, qui représente un type de formation végétale très fréquent en région méditerranéenne. Ce type de traitement ne représente pas seulement une perturbation occasionnelle, mais une manipulation répétitive, voire permanente, se reproduisant toutes les 15 à 25 années et pouvant constituer à la longue une des causes essentielles de la faible productivité de ces systèmes.

Jusqu'à présent les chercheurs disposaient de peu de méthodes, pour tester et évaluer les effets de cette manipulation, qui se réduisaient à suivre la minéralisation potentielle de l'azote *in vitro*, voire quelques rares fois sur le terrain et à estimer l'activité globale par respirométrie de terrain (LUNDEGÅRDH, 1921).

Les récents travaux de JENKINSON & POWLSON, (1976) en proposant une nouvelle technique d'évaluation de la microflore du sol, ou plus généralement de la «biomasse microbienne», notion qui dépasse la microflore seule, ouvrent de nouvelles perspectives pour ce type de comparaison.

En effet, suite à ces travaux et aux adaptations de leur méthodologie au terrain (CHAUSSOD & NICOLARDOT, 1982), il est maintenant possible non seulement d'estimer la biomasse microbienne

[1]) décédé le 07.08.1987

d'un sol à un moment donné, mais en poursuivant ces déterminations sur une longue période, d'étudier ses fluctuations dans les temps et de mettre en corrélation les processus liés à l'activité microbienne aux caractéristiques physiques ou trophiques du milieu.

2. Méthodologie

2.1. Le site étudié

Le site étudié fait partie de la forêt domaniale de Puéchabon (200 ha). Il est situé à 25 km au Nord-Quest de Montpellier à une altitude de 250 m (Latitude 43°, 44′ 30″ N, Longitude 3° 35′ 50″ E). Agé de 40 ans au moment de la coupe et constitué essentiellement de Chêne vert de 3 à 5 mètres de hauteur, ce peuplement est représentatif des taillis de Chêne vert de la zone méditerranéenne française.

Le climat est de type méditerranéen sub-humide avec une pluviosité moyenne de 1000 mm (Debussche & Escarre, 1983) mais trés variable d'une année à l'autre, 1078 mm en 1984 et 535 mm en 1985. La température moyenne est de 2 °C en Janvier et 23 °C en Juillet.

Le sol est de type rouge fersiallitique à réserve calcique, sur roche mère calcaire dure du Jurassique. Il a une profondeur variable et existe le plus souvent encaissé sous forme de poches dans les fissure du Karst. La densité des cailloux varie de 50 à 80% du volume de profil. L'horizon organique ne dépasse pas les 5 premiers centimètres.

2.2. La coupe à blanc

Dans le cadre d'une étude des conséquences du déboisement sur le fonctionnement du système taillis de Chêne vert au niveau de la reconstitution de la végétation ou du compartiment microbien du sol, la totalité de arbres a été coupée à 5–10 cm au-dessus du sol, débitée sur place avant d'être évacuée. La surface déboisée est d'environ 2500 m². L'influence des différents types de coupes (préparation du site expérimental, a été étudiée par plusieurs auteurs tels Burger & Pritchett (1984) ou Hendrickson *et al.* (1985).

2.3. Echantillonnage et analyse

Des pélèvements mensuels de sol sont effectués respectivement sous forêt et dans le site déboisé, à raison de six prélèvements par station. Le sol tamisé à 4 mm est homogénéisé avant de procéder à la détermination de la biomasse microbienne. La technique utilisée est celle mise au point par Jenkinson & Powlson (1976) et adaptée par Chaussod & Nicolardot (1982).

Elle consiste à stériliser le sol par un traitement aux vapeurs de chloroforme. La population microbienne ainsi tuée constituera un substrat pour la microflore du sol, et après réensemencement, le surcroît de CO_2 produit par l'échantillon fumigé par rapport à un échantillon témoin est proportionnel à la biomasse microbienne initiale du sol.

Durant 10 jours d'incubation le CO_2 dégagé par le sol fumigé et par le sol témoin est récupéré dans de la soude (NaOH) 0,3 N puis dosé par titrimétrie avec de l'acide chlorhydrique (HCl) 0,2 N en présence de chlorure de baryum ($BaCl_2$). L'azote total (Nt) est déterminé par la technique de Kjeldahl. Le carbone total (Ct) est déterminé par analyse au carmographe.

2.4. Expression des résultats

Le carbone de la biomasse microbienne (C-BM) est exprimé en mg/100 g de terre sèche et calculé à partir de la formule suivante:

$$\text{C-BM} = (\text{C}-\text{CO}_2\text{F}) - (\text{C}-\text{CO}_2\text{T})/\text{KC}$$

avec

C-BM = carbone de la biomasse microbienne
C-CO_2F = carbone du CO2 dégagé par le sol fumigé
C-CO_2T = carbone de CO2 dégagé par le sol non fumigé
KC = coefficient de minéralisation = 0,45

Le C-BM des deux stations est déterminé à partir de 8 répétitions. La différence des moyennes entre le site forestier et déboisé est comparée par le test de Student au seuil de 95% et 99%.

3. Résultats

3.1. Carbone de la biomasse microbienne

La suppression de la forêt de Chêne vert se traduit par une réduction systématique du compartiment microbien du sol et ce, de février 1985 à février 1986 (tableau 1).

La différence observée avec le témoin (taillis intact) une année après la coupe à blanc, partiquée en février 1984, est hautement significative ($P < 0{,}001$).

L'évolution saisonnière après coupe (tableau 1) montre des variations qui sont parallèles à celles observées dans le site forestier, avec des valeurs extrêmes décalées dans le temps. Les valeurs minimales correspondent aux mois de février et octobre et atteignent un niveau de 74,5 mg × 100 g^{-1} (TS = terre sèche). Les valeurs maximales par contre sont observées pendant les mois de juin et novembre avec un niveau maximum de 135 mg × 100 g^{-1} TS en juin.

La déforestation et les conséquences qu'elle engendre : arrêt des apports au sol du matériel carboné et modification du microclimat et du pédoclimat, nous amène à poser la question suivante : La diminution de la microflore du sol, qui atteint 34 %, résulte-t-elle de la disparition de la flore fongique qui constitue en général un des premiers maillons de la chaine de décomposition de la matière organique du sol?

3.2. L'azote de la biomasse microbienne

L'azote de la biomasse microbienne constitue une réserve potentielle qui peut être mise à la disposition des organismes vivants (végétaux, micro-organismes etc ...) lors de la sénescence (mort des microorganismes) qui est toujours suivie d'une minérations de cadavres microbiens.

L'immobilisation de nutrients dans la biomasse microbienne ou «réorganisation» représente un processus inverse à la décomposition. Elle a eté abordée par Vitousek & Matson (1984) pour l'azote, par Swank *et al.* (1984) pour le soufre et par Wood *et al.* (1984) pour le phosphore.

Le suivi de l'azote dans un site déboisé de pins (*Pinus taeda*) à l'aide du traceur 15 N a montré que les pertes en azote par lessivage pourraient être freinées par sa reprise dans le compartiment microbien.

Toutefois la technique de fumigation n'est pas encore adaptée pour le calcul de l'azote et les résultats publiés ici ne constituent qu'une indication supplémentaire de l'impact du déboisement sur la biologie de sols méditerranéens.

Ces résultats consignés dans le tableau 1 montrent que les teneurs en N de la biomasse microbienne suivent la même évolution que celles de C-BM alors que le rapport N-BM/N total ne présente pas de différence significative entre les deux sites, avec une variation allant de 2,2 à 5,0 % sous forêt et de 2,3 à 5,6% dans le site déboisé.

3.3 Contribution du C-BM dans le stock organique du sol

La matière organique du sol est formée de résidus végétaux et animaux à différents stades de décomposition, de cellules bactériennes et de substances libérées dans le sol par les organismes vivants. Le rapport C-BM/C total renseigne sur la contribution du carbone de la biomasse microbienne au stock organique du sol, représenté par le carbone total (CT).

Les cellules microbiennes mortes constituent un matériel carboné facilement minéralisable. Le tableau 1 regroupe les variations de ce rapport aussi bien sous forêt que dans le site déboisé, les valeurs obtenues ne dépassent pas les 4%. Ces valeurs sont conformes aux données bibliographiques. En effet, d'après Anderson & Domsch (1980) Adams & Laughlin (1981), le carbone de la biomasse microbienne constitue 1 à 4% du carbone organique du sol.

Ce rapport varie de 2,0 à 3,9 % sous le taillis de Chêne vert et de 2,1 à 3,6 % dans le site déboisé.

La réduction simultanée du stock organique du sol (CT) et du compartiment microbien fait que les valeurs de ce rapport sont à peu près égales dans les deux sites.

Tableau 1. Valeurs mensuelles du carbone et de l'azote du sol, du carbone et de l'azote de la biomasse microbienne sous forêt et après coupe à blanc.

STATION	C-BM mg/100g TS		Ct%		C-BM/Ct%		N-BM (KN = 0,68) ppm		Nt%		N-BM/Nt%	
	FORET	COUPE	FORET	COUPE	FORET	COUPE	FORET	COUPE	FORET	COUPE	FORET	COUPE
Fév85	94,0** (3,2)	80,2 (5,1)	4,5	3,8	2,1	2,1	99,0	117,2	0,36	0,30	2,75	3,90
Mars	113,2Ns (6,7)	107,6 (7,1)	4,3	3,4	2.6	3,2	115,3	111,4	0,33	0,23	3,49	4,84
Avril	135,0** (5,1)	119,4 (4,1)	6,4	3,5	2,1	3,4	176,1	113,5	0,35	0,26	5,03	4,36
Mai	196,6** (10,5)	97,1 (14,4)	5,5	3,9	3,6	2,5	103,4	66,3	0,34	0,22	3,04	3,01
Juin	175,5** (15,1)	135,0 (8,7)	4,7	3,9	3,7	3,5	88,6	83,9	0,32	0,23	2,77	3,64
Juillet	140,9** (10,6)	93,8 (4,7)	5,6	3,9	2,5	2,3	104,9	112,9	0,31	0,27	3,38	4,15
Aout	116,1** (6,6)	90,5 (4,7)	4,5	3,6	2,6	2,5	86,7	69,1	0,30	0,24	2,89	2,88
Sept.	93,5* (5,6)	78,6 (6,1)	4,7	4,3	2,0	1,8	74,5	57,4	0,28	0,25	2,66	2,29
Octobre	136,7** (4,6)	74,5 (7,9)	5,1	3,4	2,7	2,2	80,4	74,2	0,37	0,21	2,17	3,53
Novembre	192,5** (13,2)	113,5 (15,2)	6,0	3,5	3,2	3,2	177,8	123,1	0,36	0,22	4,94	5,59
Décembre	196,8** (6,8)	114,4 (9,5)	6,4	3,2	3,1	3,6	105,3	120,2	0,37	0,23	2,84	5,22
Jan86	191,1** (8,4)	98,0 (15,5)	4,9	3,3	3,9	3,0	174,7	91,1	0,32	0,25	4,55	4,55
Février	196,1** (29,2)	99,5 (25,5)	5,3	3,3	3,7	3,0	154,9	108,5	0,31	0,23	4,99	4,71

*: Différence significative à 95%
**: Différence significative à 99%
Ns: Différence non significative
(): Ecart type

C-BM: Carbone de la biomasse microbienne
N-BM: Azote de la biomasse microbienne
Ct: Carbone total du sol
Nt: Azote total du sol
TS: Terre sèche

4. Discussion

4.1. Considérations générales

L'estimation du compartiment microbien du sol par la technique de fumigation s'avère un test très pertinent pour évaluer l'impact de la déforestation sur l'activité biologique du sol.

Malgré sa facilité d'emploi, la globalité de ce test ne permet toutefois pas de saisir les variations qui peuvent exister au sein des différents groupes fonctionnels de la microflore.

En effet, les perturbations causées au sol à la suite du déboisement peuvent avoir une influence quantitative et/ou qualitative sur la biomasse microbienne. On a observé une réduction du compartiment microbien alors que l'activité des microorganismes nitrificateurs est stimulée, la production des nitrates dans le site déboisé ayant été triplée (Merzouki, 1986). Des résultats similaires ont été obtenus par Smith *et al.* (1968) dans des écosystèmes tempérés perturbés.

La variation de la microflore du sol, qu'elle soit fongique ou bactérienne, est le résultat de deux facteurs essentiels, que nous considérons de loin comme les plus importants:

- La matière organique disponible dans le sol (source d'énergie).
- Les conditions pédoclimatiques (facteurs du milieu optimalisant l'activité biologique).

4.2. La matière organique du sol (MOS)

L'apport de litière constitue la source majeure des réserves organiques du sol. S'y ajoutent des apports atmosphériques et des cadavres microbiens.

Le passage de la litière de l'état végétal à l'état d'humus est la résultante de l'activité simultanée ou successive des différents groupes fonctionnels constituant la faune et la microflore du sol.

La déforestation supprime l'apport de litière épigée au sol et donc ce revenu carboné, qui atteint dans le cas étudié 4,6 $Mg \times ha^{-1} \times an^{-1}$ (Ed-Derfoufi, 1986).

Une année après la coupe à blanc, période qui constitue une phase de réorganisation active de l'écosystème, la couche de litière au sol a complètement disparue et le compartiment microbien s'est réduit symétriquement à partir de février 1985.

Cette réduction serait essentiellement d'ordre qualitatif, due à la disparition d'un des groupes fonctionnels constituant la microflore du sol. En effet, la suppression d'apport de matériel végétal frais (litière) entraîne la diminution de la flore fongique qui occuperait la première place dans la chaine de dégradation de la litière.

Le suivi du carbone total (CT) et de l'azote total (NT) montre une diminution nette par rapport au site forestier (tableau 2).

4.3. Les conditions pédoclimatiques

La représentation des écarts des températures du sol (fig. 1) entre les deux sites, le forestier et le déboisé, montre l'influence du couvert végétal sur le microlimat d'un écosystème forestier.

Le sol dénudé se trouve davantage exposé à l'action des températures maximales et minimales. On note réduction du compartiment microbien, qui atteint jusqu'à 50%, et ceci pendant les périodes hivernales et estivales considérées comme défavorables pour l'activité biologique su sol.

Les conditions pédoclimatiques des périodes automnales et printannières, température plus élevée et sol humide, favorisent la reprise de l'activité biologique et le renouvellement du compartiment microbien. Cette réactivation est stimulée par un support énergétique constitué de cadavres microbiens, de matériel carboné libéré après la phase de dessiccation et par la disponibilité d'éléments minéraux tels que NH4 (ammonium).

Une étude des cycles d'alternances de dessiccation-réhumidification après adjonction des matériel végétal marqué au 14C et 15N (Bottner, 1985) a permis de montrer que la réduction du compartiment microbien est due à la mort des microorganismes intervenant dans les premières étapes de la décomposition de la matière organique et qui utilisent la matière organique native du sol.

Tableau 2. Variation du Carbone et de l'Azone du sol et du C/N (Horizon 0-15) sous forêt et dans le site déboisé en Février 1984.

	J85	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J86	F	M	A	MOY
FORET C%	4,75	4,45	4,32	6,40	5,45	4,70	5,60	4,54	4,67	5,10	6,04	6,40	4,91	5,86	5,10	5,00	5,2 (0,6)
COUPE C%	3,65	3,83	3,40	3,45	3,85	3,88	3,92	3,60	4,25	3,38	3,50	3,32	3,32	3,31	3,61	3,60	3,6 (0,2)
FORET Nt%	0,33	0,36	0,33	0,35	0,34	0,32	0,31	0,30	0,28	0,37	0,36	0,37	0,32	0,31	0,37	0,34	0,33 (0,02)
COUPE Nt%	0,29	0,30	0,23	0,26	0,22	0,23	0,27	0,24	0,25	0,21	0,22	0,23	0,20	0,23	0,28	0,27	0,24 (0,03)
FORET C/N	14,4	12,4	13,1	18,3	15,6	14,7	18,1	15,1	16,7	13,8	16,8	17,3	15,3	17,0	13,8	14,6	15,6 (1,7)
COUPE C/N	14,6	12,8	14,8	13,3	17,5	16,9	14,5	15,0	17,0	16,1	15,9	14,0	16,6	15,8	12,9	13,2	15,0 (1,5)

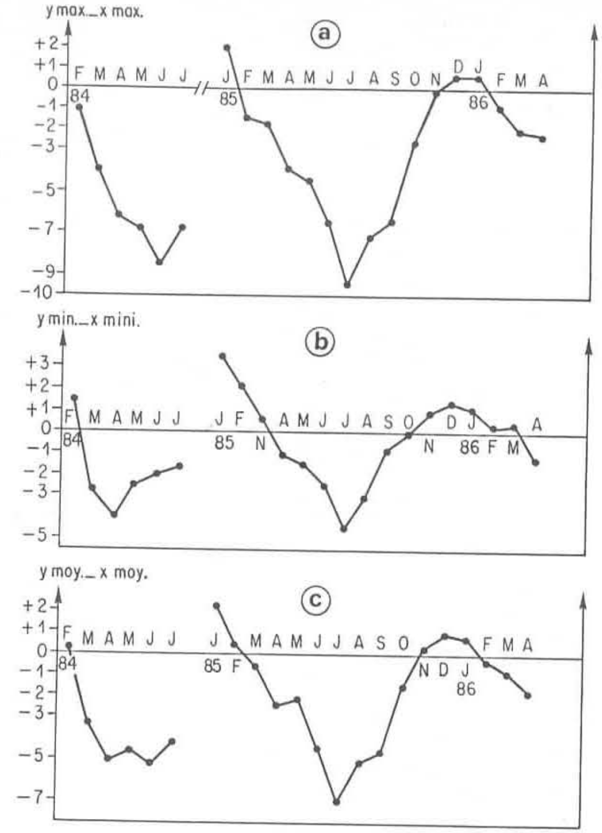

Fig. 1. Variation des écarts des températures moyennes mensuelles (Max: a, min: b, moyenne: c) des 15 premiers centimètres du sol du taillis et de la zone coupée. x site déboisé; y sous-forêt.

5. Conclusion

Dans un sol fersiallitique méditerranéen sous taillis de Chênes verts, le compartiment microbien varie de **93,5** à **196,8 mg C × 100 g⁻¹ Ts** au cours d'une année, soit du simple au double.

Une coupe à blanc de ce système se traduit par la réduction du compartiment microbien qui se situe entre **94,5 à 135,0 mg C × 100 g⁻¹ TS**, soit une diminution de **34 %** pour les valeurs maximales.

L'action du froid et de la dessiccation réduisent la microflore du sol d'environ 50 % et ceci dans les deux cas étudiés (forêt et coupe).

La déforestation se manifeste au niveau du sol par des modifications d'ordre qualitatifs. La diminution du compartiment microbien résulte de la disparition de la flore fongique responsable de la dégradation de la litière.

La mise à nu du sol ne semble pas affecter les potentialités de la biomasse microbienne à immobiliser l'azote. Le rapport N-BM/NT varie de **2,2 à 5,0 %** sous forêt et de **2,3 à 5,6 %** après déboisement.

La comparaison des deux sites a permis de confirmer l'absence de relation étroite entre le compartiment microbien (quantité de microorganismes présente dans le sol) et son activité (minéralisation et réorganisation de l'azote).

6. Bibliographie

ADAMS, T. Mc. M., R. J. LAUGHLIN, 1981. The effect of agronomy on the carbon and nitrogen contained in the soil biomass. J. Agr. Sci. Camb. **97**, 319–327.

ANDERSON, J. P. E., & K. H. DOMSCH, 1980. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. Soil Sci. **130**, 40, 211–216.

BOTTNER, P., 1985. Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with 14C and 15N-labelled plant material. Soil Biol. Biochem. **17**, 3, 329–337.

BURGER, J. A., W. L. PRITCHETT, 1984. Effects of clear – cutting and site preparation on nitrogen mineralization in a southern pine stand. Soil Sci. Soc. Am. J. **48**, 1432–1437.

CHAUSSOD, R., & B. NICOLARDOT, 1982. Mesure de la biomasse microbienne dans les sols cultivés. I – Approche cinétique et estimation simplifiée du carbone facilement minéralisable. Rev. Ecol. Biol. Sol **19**, 4, 501–512.

DEBUSSCHE, M., & J. ESCARRE, 1983. Carte des isohyètes inter-annuelles dans le Montpelliérais. Document du C.E.P.E., C.N.R.S. Montpellier.

ED-DERFOUFI, F, 1986. Gestion et dynamique des nutrients dans des taillis de Chênes verts âgés et très jeunes. Thèse de 3ème cycle USTL, Montpellier, 131 p.

GADGIL, R. L., & P. D. GADGIL, 1978. Influence of clearfelling on decomposition of Pinus radiata litter. New Zealand J. forest. Sc. **8**, 2, 213–223.

HENDRICKSON, O. Q., L. CHATARPAUL & J. B. ROBINSON, 1985. Effects of two methods of timber harvesting on microbial processing forest soils. Soil Sci. Soc. Am. J. **49**, 739–746.

JENKINSON, D. S., & D. S. POWLSON, 1976. The effect of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. Soil Biol. Biochem. **8**, 209–214.

LUNDEGÅRDH, H., 1921. Carbone dioxide evolution of soil and crop growth. Soil Sci. **23**, 417–453.

LUNDGREN, B., 1982. Bacteria in a pine forest soil as affected by clearcutting. Soil, Biochem. **14**, 537–542.

MERZOUKI, A., 1989. Les effets du déboisement sur la minéralisation de l'azote dans un sol fersiallitique méditerranéen. En préparation.

NIEMELA, S., & V. SUNDMAN, 1977. Effects of clear-cutting in the composition of bacterial populations of northern spruce forest soil. Can. J. Microbiol. **23**, 131–138.

SMITH, W. H., F. H. BORMANN & G. E. LIKENS, 1968. Response of chemoautotrophic nitrifiers to forest cutting. Soil Science **106**, 6, 471–473.

SUNDMAN, V., V. HUHTA & S. NIEMELA, 1978. Biological changes in nothern spruce forest soil after clear-cutting. Soil Biol. Biochem. **10**, 5, 393–397.

SWANK, W. T., J. W. FITZGERALD & J. T. ASH, 1984. Microbial transformation of sulfates in forest soils. Science **223**, 182–184.

VITOUSEK, P. M., & P. A. MATSON, 1984. Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: A field experiment. Science **225**, 51–52.

VITOUSEK, P. M., & P. A. MATSON, 1985. Causes of delayed nitrate production in two Indiana forest. Forest Science **31**, 1, 122–131.

–, & J. M. MELILLO, 1979. Nitrate losses from disturbed forest: Patterns and mechanisms. Forest Science, **25**, 4, 605–619.

WOOD, F., F. H. BORMANN & G. K. VOIGT, 1984. Phosphorus cycling in a northern hardwood forest. Biological and chemical control. Science **223**, 391–393.

Synopsis: *Original scientific paper*

A. MERZOUKI, P. LOSSAINT & M. RAPP, 1989. L'effet d'une coupe à blanc sur le compartiment biomasse microbienne d'un sol rouge méditerranéen [Effect of clear-cutting on microbial biomass in a red mediterranean soil]. Pedobiologia **33**, 221–228.

Clear-cutting of mediterranean evergreen forests, and especially holm oak coppices, induces modifications of the soil microbial population and of the mineralization processes.

The modification of the climate of the soil, and as well the interruption of litter fall as the input of fresh organic matter in the soil cause a diminution of the total soil microflora, which amounts to 34 % of that present in the soil of the mature coppice.

Key words: Clear-cutting, holm oak, microbial biomass.

Addresses: A. MERZOUKI, Dpt. de Biologie, Faculté des Sciences, B. P. 300, Tetouan, Maroc, et M. RAPP (corresponding author) C.N. R. S.-C.E.P. E., L. Emberger, B. P. 5051, F - 34033 Montpellier Cedex, France.